Einfluß des Lichtes auf den Geotonus

von

Franz E. Krones.

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Universität in Graz.

(Mit 9 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 12. Juni 1914.)

Einleitung.

Während die Analyse einzelner Reizvorgänge in der neuesten Zeit bedeutende Fortschritte aufzuweisen hat, sind unsere Kenntnisse über das Ineinandergreifen von Reizketten noch außerordentlich dürftig. Und doch ist gerade das Studium der Reizverkettung zur Beurteilung des Verhaltens der Organismen unter natürlichen Lebensbedingungen von besonderer Bedeutung (Pfeffer[1]), da diese wohl stets von mancherlei Reizen getroffen werden. Überdies kann jede einzelne natürliche Reizursache verschiedenartige Reizabläufe auslösen, die sich in einer noch wenig bekannten Weise gegenseitig beeinflussen können.

Wir müssen nach unseren Erfahrungen wenigstens an der prinzipiellen Möglichkeit festhalten, daß jeder tropistische Reiz gleichzeitig auch einen tonischen Effekt im Gefolge haben kann, wenngleich beide Reizvorgänge nicht notwendig miteinander verknüpft sein müssen.

Es scheint vielmehr, daß manche Reize, z. B. Temperaturreize, hauptsächlich einen tonischen Effekt auszulösen ver-

---

[1] W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1897, Bd. I, p. 18.

mögen, während ihre tropistische Wirkung zurücktritt. Dagegen haben wir aus den jüngsten Untersuchungen von M. M. Riß[1] umgekehrt in der Schwerkraft einen Anlaß kennen gelernt, der zwar vielfach tropistische Effekte auslöst, ohne aber gleichzeitig tonisch wirksam zu sein.

Bezüglich der tonischen[2] Beeinflussung eines Reizvorganges müssen zwei prinzipiell verschiedene Fälle auseinandergehalten werden, je nachdem sie durch qualitativ gleiche oder qualitativ verschiedene Reize veranlaßt wird. Ein Beispiel für den ersten Fall bietet uns die Änderung der phototropischen Stimmung durch Beleuchtung, ein Problem, das in neuerer Zeit in Pringsheim[3] seinen Bearbeiter gefunden hat. Wir können uns vorstellen, daß der Lichtreiz zweierlei Reizketten auslöst: den Phototropismus und die Änderung des Phototonus. Beide kombinieren sich in gesetzmäßiger Weise miteinander.

Zu dem zweiten Fall sind die zahlreichen auffälligen Wechselbeziehungen zu rechnen, welche Noll[4] unter den Begriff »heterogene Induktion« zusammenfaßt. Wir erinnern hier insbesondere an die Beobachtungen Stahl's[5] über die Beeinflussung des Geotropismus durch das Licht. Eine gewisse Lichtintensität veranlaßt manche plagiotrope Organe zu positiv geotropischen Krümmungen. So reagieren u. a. beleuchtete Rhizome von *Adoxa* positiv geotropisch und dringen in den Boden ein. Dasselbe hat jüngst Ludwig[6] für Rhizome von *Equisetum Schaffneri* nachgewiesen.

---

[1] M. M. Riß, Über den Einfluß allseitig und in der Längsrichtung wirkender Schwerkraft auf Wurzeln. Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Botanik, Bd. 53, p. 157 (1913).

[2] Ich fasse den Begriff Tonus im Sinne von Erregbarkeit.

[3] Ernst Pringsheim, Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 9, p. 263.

[4] F. Noll, Über heterogene Induktion. 1892, Leipzig, Verlag W. Engelmann.

[5] E. Stahl, Einfluß des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane, Ber. der Deutsch. Bot. Gesellschaft, 1882.

[6] K. Ludwig, Untersuchungen zur Biologie der Equiseten. Flora, Bd. 103, Heft IV, p. 391.

Eine derartige Umschaltung des Geotropismus ist für plagiotrope Organe somit mit Sicherheit ermittelt, für orthotrope Organe dagegen ist die Möglichkeit einer Beeinflussung des geotropischen Reizvorganges durch Belichtung durchaus noch fraglich, obgleich über das Zusammenwirken von Geo- und Heliotropismus eine ziemlich weit zurückreichende Literatur besteht. (Dutrochet[1], Wiesner[2], Noll[3].)

Wiesner hat schon die Ansicht geäußert (p. 56), »daß bei stark heliotropischen Pflanzenteilen der Geotropismus so gut wie gar nicht vorhanden ist, wenn die betreffenden Organe günstiger Beleuchtung ausgesetzt sind«. In ähnlicher Weise zog später Noll (p. 57) aus seinen Versuchen den Schluß: Der Geotropismus sei in einseitig belichteten Pflanzenteilen nicht mehr wirksam. Zu einer Zeit aber, wo man die sensorischen und motorischen Veränderungen noch kaum auseinanderhalten konnte und wo man aus der Reaktionszeit, beziehungsweise der Reaktionsgröße unmittelbar auf die »geotropische Empfindlichkeit« schließen zu können glaubte, war jedoch eine definitive Entscheidung der aufgeworfenen Frage nicht möglich.

Wie wenig anderweitige Untersuchungen (Czapek[4], Vöchting[5] u. A.) zur Lösung der Frage geeignet waren, ist der historischen Einleitung der Arbeit Guttenberg's[6] »Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen«, der jüngsten Untersuchung über das Zusammenwirken von Geo- und

---

[1] H. Dutrochet. Recherch. anatom. et physiolog etc., Paris (1824).

[2] J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. Denkschr. der math.-naturw. Klasse der Kais. Akad. der Wissensch., Wien, Bd. 39 (1878).

[3] F. Noll, a. a. O.

[4] F. Czapek, Über das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsber. der Kais. Akad. der Wissensch., Wien, Bd. CIV (1895).

[5] H. Vöchting. Über die Lichtstellung der Laubblätter. Bot. Ztg. (1888), Jahrg. 46, Nr. 32, p. 501.

[6] H. R. v. Guttenberg, Über das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Botanik (1907), p. 193.

Heliotropismus, zu entnehmen. Guttenberg selbst warf das Problem auf (p. 199), ob beim Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus in parallelotropen Organen ein Wechsel im Geotonus stattfindet oder nicht. Er bediente sich zur Entscheidung dieser Frage der sogenannten Kompensationsmethode, indem er z. B. horizontal liegende Keimlinge von *Avena* von unten her mit einer Lichtintensität reizte, die gerade die Wirkung der Schwerkraft kompensierte, so daß die Keimlinge horizontal weiterwuchsen. Die dazu erforderliche Lichtintensität wurde als eine relativ sehr schwache erkannt (für *Avena*-Koleoptile 0·0475 H. K.). Aus den Untersuchungen Guttenberg's ergibt sich zweifellos, daß bei der von ihm angewendeten Lichtstärke der Geotropismus nicht ausgeschaltet ist, daß also eine so weitgehende Geotonusänderung, wie sie frühere Autoren anzunehmen geneigt waren, nicht stattfindet.

Ob sich aber der Geotonus nicht doch irgendwie verändert hat, läßt sich aus den Versuchsergebnissen nicht ermitteln; dazu erscheint auch die Kompensationsmethode von vornherein nicht geeignet. Wir können vielmehr sagen: In den Versuchen Guttenberg's hat zwar der Lichtreiz dem Geotropismus das Gleichgewicht gehalten, es ist aber nicht ersichtlich, ob der Geotropismus nicht durch das Licht schon irgendwie beeinflußt war. Da ferner jedenfalls nicht der Phototropismus als solcher, sondern der Lichtreiz als tonusändernd in Betracht kommt, so können wir das uns interessierende Problem noch nicht als endgültig gelöst betrachten und wollen es in folgender Weise präzisieren:

Ist ein allseitiger Lichtreiz imstande, auf irgendein Glied des geotropischen Reizverlaufes verändernd einzuwirken, oder noch genauer: Kann in parallelotropen Organen durch Beleuchtung eine Änderung des Geotonus erzielt werden?[1]

---

[1] Inzwischen ist eine merkwürdige Beeinflussung des geotropischen Reaktionsvorganges durch Belichtung von O. L. Clark entdeckt worden. Geotropisch induzierte *Avena*-Keimlinge zeigten bei Nachbelichtung von bestimmter Dauer und Stärke eine positiv geotropische Nachwirkung.

O. L. Clark, Über negativen Phototropismus bei *Avena sativa*. Zeitschrift für Bot., V. (1913), pag. 736.

An dieser Stelle möchte ich auch die angenehme Pflicht erfüllen, Herrn Prof. K. Linsbauer für den Hinweis auf das Problem, sowie für die fortwährende Förderung der Arbeit meinen Dank auszusprechen. Insbesonders fühle ich mich auch Herrn Assistenten Dr. F. Weber für seine weitgehende Unterstützung zu Dank verpflichtet.

Vorbereitung des Materials und Versuchsmethode.

Zu den Versuchen wurden ausschließlich Keimpflanzen von *Avena sativa* verwendet, weil sie in ihrem reizphysiologischen Verhalten am genauesten untersucht sind, speziell auch in den Versuchen von Guttenberg Verwendung fanden und wegen ihrer relativ geringen Empfindlichkeit gegen gasförmige Verunreinigungen der Luft voraussichtlich die gleichmäßigsten Resultate versprachen (Pringsheim[1]). Großes Gewicht wurde auf die Verwendung wirklich einheitlichen Saatgutes gelegt. Durch die gütige Vermittlung des Herrn Hofrates v. Weinzierl, dem ich hierfür zu großem Danke verpflichtet bin, überließ mir die Samenkontrollstation Wien die nötige Quantität einer einheitlichen Hafersorte, und zwar »Loosdorfer Zweikronenhafer«. Dieser erwies sich auch bei der entsprechenden Vorbehandlung als überaus gleichmäßig keimendes und gesundes Material. In der Aufzucht desselben waren für mich maßgebend die Angaben von Bach.[2] Demnach wurde der Hafer bei Zimmertemperatur 24 Stunden im Wasser gequollen, hierauf kam er in eine mit feuchtem Fließpapier ausgelegte Keimschale. Nach dem Auskeimen, das meist in zwei Tagen erfolgte, wurde möglichst gleichartiges Material ausgesucht und dieses in kleinen Batteriegläsern in feingesiebter Erde angepflanzt. Batteriegläser wurden wegen ihrer parallelepipedischen Form ver-

[1] E. Pringsheim, Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit. Zweite Mitteilung. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 9, p. 450.

[2] H. Bach, Über die Abhängigkeit der geologischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Außenbedingungen. Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Botanik, Bd. 44, p. 60.

wendet, welche ein bequemes Umlegen um 90° nach der Seite gestattet. Sie besaßen die Größe 10×10×5 (d. i. Tiefe×Länge×Breite). Daher war es auch nicht möglich, mehr als 5 Keimlinge in einer Reihe zu pflanzen. Dies geschah immer in der Weise, daß die mit der Symmetrieebene der Samen zusammenfallende Hauptnutationsebene normal zur Richtung der geotropischen Induktion orientiert war.

Die so vorgekeimten und in bestimmter Anordnung gepflanzten *Avena*-Körner wurden gleich hoch mit Erde überdeckt und jedes Batterieglas mit der gleichen Menge Wasser versehen. Diese kamen dann in die Dunkelkammer und wurden überdies noch unter Zinkstürze gestellt. Daselbst verblieben sie, bis die Keimlinge die zum Experimentieren entsprechende Länge von 15 bis 25 *mm* erreicht hatten, was durchschnittlich 2 Tage nach dem Einpflanzen eintrat.

Mit Rücksicht auf die bekannten Arbeiten Richter's[1] und von Neljubow[2] über den Einfluß der Laboratoriumsluft auf Geo- und Photoperzeption soll hier kurz bemerkt werden, daß die neu adaptierte Dunkelkammer des Grazer pflanzenphysiologischen Institutes keine Gasleitung enthält, daß ferner die Hauptmasse der Versuche in den Sommermonaten Juli und August durchgeführt wurde, wodurch ein jedesmaliges gründliches Durchlüften der Dunkelkammer ermöglicht war. Auch die Witterungs- und Temperaturverhältnisse des Sommers 1913 waren für die Versuche günstig, indem das anhaltend schlechte Wetter eine gleichmäßige, nicht allzu hohe Temperatur, durchschnittlich von 21° C, bedingte.

Das günstige Aussehen der Keimlinge, die relativ nur geringfügige Nutationen aufwiesen, ferner die niedere Präsentationszeit der Dunkelkeimlinge[3] (ungefähr 2 Minuten)

[1] O. Richter, Über den Einfluß verunreinigter Luft auf Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsber. der Kais. Akad. der Wissensch., Wien, Bd. CXV (1906).

[2] D. Neljubow, Über die horizontale Nutation der Stengel von *Pisum sativum* und einiger anderer Pflanzen. Beih. z. Bot. Zentralbl., Bd. X, H. 3 (1901).

[3] Die Ausdrücke Licht- und Dunkelkeimlinge gebrauche ich der Kürze halber für vollständig etiolierte und vorbelichtete Keimlinge.

spricht übrigens auch dafür, daß tatsächlich die Luft des Versuchsraumes frei war von schädlichen Verunreinigungen.

Versuchsmethode.

Da bei meinen Untersuchungen, wie einige orientierende Versuche zeigten, keine großen Differenzen zwischen dem Verhalten der Licht- und Dunkelkeimlinge zu erwarten waren, so kam es ganz besonders darauf an, minimale Reaktionen und Ausschläge zu erkennen und festzuhalten. Eine Beurteilung dieser geringfügigen Krümmungen, die noch dazu sehr rasch, meist nach 15 bis 20 Minuten, wieder zurückgehen, ist mit freiem Auge so gut wie ausgeschlossen, zumal die Beobachtung in gedämpftem roten Lichte geschehen muß. Deshalb war es nötig, eine neue Methode auszuarbeiten, die ein möglichst exaktes, zuverlässiges Unterscheiden der geringfügigen einzelnen Änderungen in Stellung und Gestalt der Keimlinge gestattet.

Zunächst wurde versucht, durch Projektion der Keimlinge auf Bromsilberpapier ihr Schattenbild festzuhalten, um so die einzelnen Stellungen nach bestimmten Zeitintervallen an ihren Silhouetten vergleichen zu können. Das Papier eignete sich jedoch hierfür nicht in gewünschtem Maße und es wurde daher späterhin nur mehr die Bromsilberplatte verwendet. Diese besitzt eine bedeutend höhere Lichtempfindlichkeit, wodurch es möglich wurde,

1. die Expositionszeit und die Intensität des Lichtes für die Aufnahmen weiter herabzudrücken als beim Bromsilberpapier;

2. auf einer Platte mehrere Aufnahmen zu machen, ohne daß dabei die Deutlichkeit der einzelnen Aufnahmen litt.

Schließlich lassen sich die auf den Platten aufgenommenen Photogramme sehr einfach mittels eines Projektionsapparates vergrößern. Zur Ermittlung der Krümmung und Messung benutzte ich möglichst genau hergestellte Umrißzeichnungen der fünffach vergrößerten Photogramme (vgl. Fig. 1—6).

Mit Hilfe dieser einfachen Methode der Vergleichung der Schattenbilder ist es möglich, geringfügige Krümmungen

der Keimlinge bis zu einem Winkel von 1 bis 0·5° mit Sicherheit festzustellen.

Nach der entsprechenden Vorbelichtung der Lichtkeimlinge, die mit einer starken konstanten Lichtquelle — und zwar benützte ich hierfür eine Osram-Intensivlampe mit gezogenem Leuchtdraht von 1000 H. K. — durchgeführt werden mußte, da das Tageslicht wegen seiner Unbeständigkeit nicht geeignet war, wurden sowohl die Lichtkeimlinge als auch die Dunkelkeimlinge gleichzeitig 3 Minuten lang geotropisch induziert.

Die Auswahl der Gläser mit den entsprechend schönen Keimlingen sowie deren Aufstellung erfolgte bei stark gedämpftem roten Lichte, das eine Schicht von konzentrierter Kaliumbichromatlösung und überdies ein dunkles Rubinglas passieren mußte.

Nach der geotropischen Induktion, die immer nach der einen Schmalseite der Batteriegläser erfolgte, wurden die Gläser in einem flachen Bogen um die Lichtquelle aufgestellt. Diese Aufstellung ward deshalb vorteilhaft, weil dadurch alle Keimlinge normal zur Richtung der geotropischen Reaktion auf die Platten projiziert wurden und die Keimlinge in dieser Aufstellung bis zum Schlusse der Versuche bleiben konnten. Allfällige phototropische Krümmungen der Keimlinge, die eventuell beim Entwerfen der Schattenbilder hätten induziert werden können, konnten auf der Platte höchstens durch eine Verkürzung der Silhouetten zum Ausdrucke kommen, sich keinesfalls aber störend mit den geotropischen Krümmungen kombinieren oder gar summieren, was nach Pekelharing[1] von vornherein unmöglich ist.

Solche phototropische Krümmungen traten aber überhaupt niemals auf, wovon ich mich bei jedem Versuch überzeugen konnte. Selbst bei den orientierenden ersten Versuchen, bei denen, wie erwähnt, die Schattenbilder auf Bromsilberpapier projiziert wurden, waren, obwohl die Beleuchtung vier- bis fünfmal so lange dauern mußte wie bei der spä-

[1] C. J. Pekelharing, Onderzoekingen over de perceptie van den zwaartekrachtprikkel door planten. Utrecht (1909), p. 68.

teren Projektion auf Bromsilberplatten, um brauchbare Bilder zu erhalten, nur vereinzelt sehr schwache Krümmungen in der Richtung zur Lichtquelle zu erkennen. Die bei der Projektion der Schattenbilder verwendete Lichtintensität betrug weniger als 2 M. K.; ebenso war auch die Dauer der Belichtung (1 bis 2 Sekunden) so niedrig gewählt, um das Auftreten phototropischer Krümmungen der Keimlinge zu vermeiden.

Dies stimmt auch völlig überein mit den Angaben und Befunden von Fröschel[1], Blaauw[2], Arisz[3] und Wilschke[4], die für heliotropische Krümmungen den Schwellenwert mit rund 25 S. M. K. bestimmen konnten. Die Reizmenge von 4 S. M. K. im Maximum, die bei dem Entwerfen der Schattenbilder verwendet wurde, bleibt demnach weit hinter dem Schwellenwert zurück. Ebenso war, da das Intervall zwischen den einzelnen photographischen Aufnahmen 20 Minuten betrug, auf keinem Fall zu befürchten, daß sich die unterschwelligen Lichtreize hätten summieren können.[5]

Vorversuche.

Zunächst wurde eine Reihe von Vorversuchen angestellt bei denen mir eine konstante starke Lichtquelle noch nicht zur Verfügung stand. Diese Versuche, über die ich eine kurze tabellarische Übersicht geben möchte, sollten hauptsächlich über nachfolgende Fragen eine Orientierung ermöglichen:

---

[1] P. Fröschel, Untersuchungen über die heliotropische Präsentationszeit. I. Mitteilung. Sitzungsber. der Kais. Akad. der Wissensch., Bd. CXVII, p. 235.

[2] A. H. Blaauw. Die Perzeption des Lichtes, Nijmegen (1909), p. 20.

[3] W. H. Arisz, On the connection between stimulus and effect in phototropic curvatures of seedlings of *Avena sativa*. Kon. Akad. van Wetenschappen, Amsterdam. (1911) p. 1022.

[4] A. Wilschke, Über die Verteilung der phototropischen Sensibilität in Gramineen-Keimlingen und deren Empfindlichkeit für Kontraktreize. Sitzungsber. der Kais. Akad. der Wissensch., Wien, Bd. CXXII, p. 11.

[5] A. Nathanson u. E. Pringsheim, Über die Summation intermittierender Lichtreize, Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Botanik, Bd. 45, p. 188.

1. Ist überhaupt irgend ein Einfluß der Vorbelichtung auf den Geotropismus zu erkennen?

2. Welches ist die geotropische Präsentationszeit der zu den Versuchen verwendeten *Avena*-Keimlinge?

3. Bei welcher geotropischen Induktionszeit tritt ein eventueller Unterschied in der Reaktionsweise der Licht- und Dunkelkeimlinge am deutlichsten hervor?

Tabelle I.[1]

Geotropische Induktion: 2 Minuten.

Datum, 1913	Temperatur	L. K. rotierten bei	D. K.	L. K.
18. Juni	20·5° C	elektrischem Lichte (zirka 20 M. K.) von 8^{20} bis 10^{50h}	2/4	2/5
18. »	21°	hellem diffusen Tageslicht von 10^{20} bis 2^{15h}	4/5	4/5
28. »	19°	hellem diffusen Tageslicht von 7^{10} bis 2^{55h}	5/5	10/10
20. »	21°	schwachem diffusen Tageslichte von 12^{30} bis 4^{30h}.	3/5	2/5
24. »	20·5°	schwachem diffusen Tageslichte von 9^{15} bis 3^{30h}..	3/5	5/10
26. »	20°	schwachem diffusen Tageslichte von 10 bis 4^{15h} ..	2/5	0/5
26. »	20°	starkem elektrischen Lichte von 7^{5} bis 8^{5h}.........	4/5	0/5
26. »	20°	starkem elektrischen Lichte von 9^{15} bis 10^{45h}	2/5	3/5
			25/39	26/50
			64·1%	52·0%

[1] Es bedeuten:

L. K. = Lichtkeimlinge.

D. K. = Dunkelkeimlinge.

Der Zähler der Brüche = Anzahl der gekrümmten Keimlinge.

Der Nenner der Brüche = Anzahl der untersuchten Keimlinge.

Tabelle II.

Geotropische Induktion: **3** Minuten.

Datum, 1913	Temperatur			D. K.	L. K.
11. Juni	19·5° C	L. K. rotieren bei	zirka 20 M. K. von 11 bis 12^{h}	4/5	3/5
19. »	20·5°		zirka 20 M. K. von 7^{30} bis 10^{30h}	5/5	4/5
17. »	20°		schwachem diffusen Tageslicht von 8^{40} bis 11^{10h}..	5/5	2/5
24. »	20°		schwachem diffusen Tageslicht von 7 bis 10^{h}.....	3/5	2/5
26. »	20°		schwachem diffusen Tageslicht von 10 bis 4^{45h} ...	2/4	4/5
				19/24	15/25
				79·1%	60·0%

Tabelle III.

Datum, 1913	Temperatur		D. K.	L. K.
		Geotropische Induktion: **6** Minuten.		
14. Juni	19·5° C	L. K. rotierten bei Tageslicht von 8^{30} bis 10^{15h}	5/5	3/5
14. »	19·5°	L. K. rotierten bei Tageslicht von 12^{15} bis 1^{50h}	4/4	2/5
		Geotropische Induktion: **10** Minuten.		
10. »	22°	L. K. rotierten bei elektr. Licht (zirka 20 M.K.) von 4^{50} bis 6^{50h}	5/5	5/5
14. »	20°	L. K. rotierten bei diffusem Tageslicht von 2 bis 3^{h}...........	5/5	3/5
		Geotropische Induktion: **12** Minuten.		
11. »	20°	L. K. rotierten bei Tageslicht von 1^{15} bis 4^{50h}	5/5	4/5
		Geotropische Induktion: **14** Minuten.		
14. »	20°	L. K. rotierten bei elektr. Licht (zirka 20 M. K.) von 7^{30} bis 9^{h}	4/4	5/5

Aus den vorstehenden Tabellen geht nun folgendes hervor: Die Dunkelkeimlinge von *Avena* besitzen eine geotropische Präsentationszeit von zirka 2 Minuten, d. h. bei einer Induktionszeit von 2 Minuten wird ein hoher Prozentsatz (64%) der Dunkelkeimlinge zu geotropischen Krümmungen veranlaßt. Von den vorbelichteten Keimlingen aber reagiert bei gleicher geotropischer Induktionszeit (2 Minuten) eine bedeutend geringere Prozentzahl (52%). Demnach hat fast die Hälfte der Lichtkeimlinge mit 2 Minuten ihre Präsentationszeit noch nicht erreicht.

Bei einzelnen Versuchen tritt allerdings infolge individueller Schwankungen ein gleichsinniger Unterschied in der geotropischen Reaktionsweise der Licht- und Dunkelkeimlinge nicht deutlich hervor. Vielmehr finden sich stets einzelne Lichtkeimlinge, die den Dunkelkeimlingen bei 2 Minuten geotropischer Induktionszeit in der Krümmung vorauseilen. Nimmt man aber aus den verschiedenen Versuchsreihen die Durchschnittswerte — ein Verfahren, das, obwohl nicht einwandfrei, bei den bloß orientierenden Versuchen immerhin zulässig erscheint — so scheint aus denselben, wie gesagt, hervorzugehen, daß die Präsentationszeit der Lichtkeimlinge eben durch die Vorbelichtung eine Beeinflussung erfahren hat. Am deutlichsten wird der Unterschied im Verhalten der Licht- und Dunkelkeimlinge bei möglichst kurzer geotropischer Induktionszeit. Bei längeren Induktionszeiten nimmt die Prozentzahl der geotropisch gekrümmten Dunkel- und Lichtkeimlinge zu, der Unterschied zwischen beiden aber ab. Er wird schließlich natürlich Null, wenn sich alle 100% sowohl der Dunkel- als auch der Lichtkeimlinge krümmen. Eine längere geotropische Induktionszeit erweist sich demnach als ungeeignet, ebenso auch die dauernde Induktion. Bei Anwendung der letzteren hätte sich die Notwendigkeit ergeben, zur Feststellung eines Unterschiedes im Verhalten der Licht- und Dunkelkeimlinge ihre Reaktionszeit heranzuziehen. Ein Unterschied in der Reaktionszeit ist aber nach den Angaben Pringsheim's[1] nicht zu erwarten. Er sagt

[1] E. Pringsheim, Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 9, p. 264, Anm.

hierüber folgendes: »Wie ich aus eigenen Beobachtungen hinzufügen kann, hat die Schnelligkeit des Wachstums, die bei etiolierten Pflanzen auch nach dem Wechsel der Beleuchtung eine Zeitlang größer ist als bei am Licht gezogenen, keinen Einfluß auf die Länge der Reaktionszeit, denn etiolierte und ergrünte Pflanzen begannen ihre geotropische Krümmung gleich schnell, wenn sie im Dunkeln wagerecht gelegt werden.« Davon konnte ich mich bei einer Anzahl von Versuchen mit dauernder geotropischer Induktion auch selbst überzeugen.

Nachdem es die Vorversuche wahrscheinlich machten, daß die Vorbelichtung die geotropische Präsentationszeit beeinflußt, wäre es nahe gelegen, die jedesmalige Präsentationszeit der Licht- und Dunkelkeimlinge in den einzelnen Versuchen zu bestimmen. Hiervon mußte jedoch wegen technischer Schwierigkeiten abgesehen werden. So blieb nur die andere Möglichkeit übrig, die Prozentzahlen der geotropisch gekrümmten Licht- und Dunkelkeimlinge bei gleicher Induktionszeit jeweilig zu bestimmen und daraus indirekt auf eine Verschiebung der Präsentationszeit zu schließen.

Da einerseits eine zu lange geotropische Induktion vermieden werden mußte, um deutliche Differenzen zu erhalten, andrerseits eine Induktion von 2 Minuten gelegentlich unter der Präsentationszeit der Lichtkeimlinge zurückblieb, entschloß ich mich, zu den Hauptversuchen im allgemeinen eine Induktion von 3 Minuten in Anwendung zu bringen.

Wie bereits erwähnt, wurde in diesen Versuchen die geotropische Präsentationszeit bei *Avena*-Dunkelkeimlingen mit zirka 2 Minuten festgestellt; dieselbe erscheint im Vergleich zu den Angaben anderer Autoren[1] auffallend kurz. Dies findet wohl seine Erklärung darin, daß mittels meiner photographischen Methode so geringfügige Krümmungen noch mit Sicherheit erkannt werden konnten, wie es bei

---

[1] Für *Avena sativa* gibt Czapek eine Präsentationszeit von 15^m an, Rutgers etwas mehr als 4^m bei 20° C.

F. Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Botanik, Bd. 32, p. 184.

A. A. L. Rutgers, De invloed der temperatuur op den praesentatietijd bij Geotropie, Utrecht (1910), p. 77.

subjektiver freier Beobachtung nicht möglich ist. Aber gerade bei der Verwertung so kleiner Ausschläge war die Gefahr einer Verwechslung geotropischer Reaktionen mit autonomen Nutationen eine große. Es mußte daher auf die Unterscheidung dieser verschiedenen Krümmungsarten größtes Gewicht gelegt werden. Wie oben angegeben, wurden alle Keimlinge geotropisch so induziert, daß die auftretenden geotropischen Krümmungen, wie sie in den Photogrammen zur Aufnahme kamen, nach der linken Seite hin auftreten mußten. Ein Ausschlag nach rechts, wie ihn von den im nebenstehenden abgebildeten Keimlingen Fig. 1 zeigt,[1] kann daher nur als Nutation zu deuten sein. Natürlich traten aber Nutationen nach der Seite der geotropischen Krümmungsrichtung (nach links) ebenfalls auf. Es war daher wichtig, gerade diese von den geotropischen Krümmungen unterscheiden zu können. Zunächst sah ich keine Möglichkeit, eine Unterscheidung durchzuführen. Vor kurzem hat zwar Rutgers[2] auf gewisse Unterschiede zwischen geotropischen und autonomen Krümmungen aufmerksam gemacht. Seine Unterscheidungsmerkmale beruhen aber auf anderen Momenten, so daß sie mit den meinen in keine Parallele gestellt werden können.

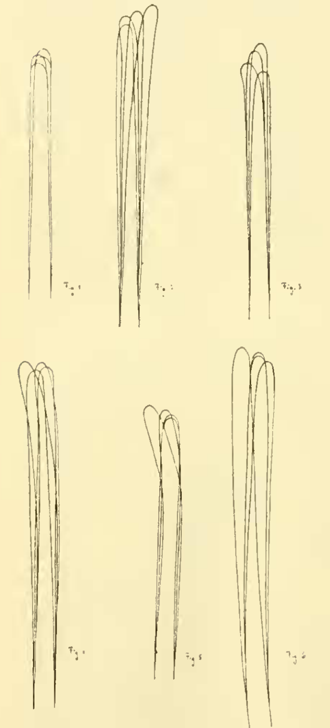


Fig. 1—6. Projektionen einzelner Photogramme (1/3 verkl.) Erläuterung im Text.

Erst als ich über eine hinreichende Zahl von Photogrammen verfügte, ergab sich die Möglichkeit, geotropische und autonome Krümmungen zu unter-

[1] Die zeitliche Aufeinanderfolge der einzelnen Aufnahmen ist aus der zunehmenden Länge der Keimlingsumrisse zu erkennen.

[2] A. A. L. Rutgers, l. c., p. 54 bis 58.

scheiden. Es ließen sich nämlich deutlich zwei Krümmungsmodalitäten erkennen; in gewissen Fällen setzten die Krümmungen an der Spitze ein und schritten basalwärts weiter, in anderen hingegen war die Krümmung von vornherein im basalen Teile eingetreten. Eine Beziehung der Krümmung zur Wachstumsverteilung war unverkennbar. Über die Wachstumsverteilung von *Avena*-Keimlingen sind wir bereits durch Rothert[1] orientiert. Er sagt hierüber: »In jungen Kotyledonen von nicht über $1^1/_2$ *cm* Höhe (über der Erdoberfläche und in völlig etioliertem Zustand, ...) ist dieselbe rein basipetal. Bald verlangsamt sich das Wachstum der Basis und es bildet sich eine Region maximalen Wachstums aus, welche sich schnell der Spitze nähert; in zirka 2 *cm* hohen Kotyledonen finden wir das Maximum 6 bis 10 *mm* unter der Spitze; weiterhin bleibt dann dessen Lage in Bezug auf die Spitze unverändert. Das Wachstum der Basalregion fährt fort, allmählich abzunehmen, doch erlischt es erst spät, so daß häufig selbst alte, schon durchbrochene Kotyledonen noch bis zur Erdoberfläche hinab im Wachstum begriffen sind.« Da wir nun wissen, daß die tropistischen Krümmungen an der Spitze von *Avena* einsetzen, lag die Annahme nahe, daß die von vornherein in tieferen Sproßteilen, in einer Entfernung von wenigstens 6 bis 10 *mm* von der Spitze auftretenden Krümmungen autonomer Natur waren. Die autonomen Krümmungen an geotropisch nicht induzierten Keimlingen setzten, wie ich mich durch einige Versuche überzeugte, tatsächlich immer in der basalen Partie der Keimlinge ein. Ob die maximale Krümmungszone stets mit der Zone des stärksten Wachstums zusammenfällt, will ich unentschieden lassen, jedenfalls aber ist der Eintritt autonomer Nutationen an eine Zone starken Wachstums gebunden. Dadurch, daß die geotropischen und die autonomen Krümmungen an verschiedenen Stellen des Keimlings auftreten, erstere an der Spitze, letztere an der Basis, ist ein genaues Unterscheiden der beiden möglich. In Fig. 2[2] zeigt z. B. der Keimling an der Basis eine autonome

[1] W. Rothert, Über den Heliotropismus. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 7, p. 28.

[2] Siehe Anm. 1 auf p. 814.

Nutation nach rechts, an der Spitze (zweite Aufnahme!) eine geotropische Krümmung nach links; in Fig. 3 sind beide Krümmungen nach links gerichtet, aber trotzdem durch die getrennte Höhenlage am Keimling leicht zu unterscheiden. Es lassen sich also beide Krümmungen, selbst wenn sie sich kombinieren, in der großen Mehrheit der Fälle auseinanderhalten.

Schon die Beobachtung, daß Geotropismus und autonome Nutationen an verschiedenen Stellen des Keimlings einsetzen, läßt erkennen, daß es sich um zwei durchaus verschiedene Bewegungstendenzen handelt und der Geotropismus nicht als »modifizierte Nutation« aufzufassen ist, wie von mancher Seite vermutet wird. Dazu kommt, daß nicht induzierte Dunkelkeimlinge geradeso autonome Krümmungen erkennen lassen (Fig. 6) wie geotropisch induzierte, ja daß sogar bei dauernder geotropischer Induktion die autonomen Krümmungen nach wie vor auftreten (Fig. 4 und 5). Ich kann mich also der Ansicht von Wiesner[1] und Rimmer[2] anschließen, daß die autonomen Nutationen durch die Schwerkraft nicht beeinflußt werden.

Hauptversuchsreihen.

Nachdem durch die Vorversuche ein Unterschied in der Anzahl der nach gleichlanger Induktion geotropisch gekrümmten Licht- und Dunkelkeimlinge ermittelt werden konnte, war es notwendig, eine größere Anzahl von Versuchen unter gleichen Bedingungen durchzuführen, um brauchbare Mittelwerte zu erhalten.

Ausgehend von der Annahme, daß verschiedene Beleuchtungsintensität und -dauer verschiedene Effekte hervorrufen, waren Versuche anzustellen:

1. bei gleicher Intensität und verschiedener Beleuchtungsdauer,

---

[1] J. Wiesner, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, Wien (1881). p. 204. (Eine kritische Studie über das gleichnamige Werk von Ch. Darwin.)

[2] F. Rimmer: Über die Nutationen und Wachstumseinrichtungen der Keimpflanzen. Sitzungsber. der Kais. Akad. der Wissensch. (1884), Bd. LXXXIX, p. 7.

2. bei gleicher Belichtungszeit und verschiedener Intensität.

Zu diesen Versuchen wurde die eingangs erwähnte Osram-Intensivlampe von 1000 H. K. verwendet. Um eine allfällige, durch die kräftige Lampe verursachte störende Einwirkung der Wärmestrahlen auf die Keimlinge auszuschalten, wurde in den ersten Versuchsreihen eine derartige Entfernung von der Lichtquelle gewählt, daß ein in der gleichen Entfernung angebrachtes Kontrollthermometer, verglichen mit einem abseits in der Dunkelkammer befindlichen, keinen Temperaturunterschied aufwies.

Die Intensität des Lichtes wurde bestimmt mittels eines Photometers von Weber und ergab für die erste Versuchsreihe 250 M. K. Bei dieser Intensität rotierten also die Keimlinge schräg unterhalb der Lichtquelle auf einem Pfeffer'schen Klinostaten bei sehr langsamer Umdrehung um die vertikale Achse. Eine gegenseitige Beschattung der Keimlinge war bei dieser Aufstellung ausgeschlossen.

Die Belichtungszeit betrug $^{1}/_{2}{}^{h}$, 1^{h} und 2^{h}. Die Ergebnisse der Versuche sind in folgenden Tabellen übersichtlich zusammengestellt; dabei ist die abgekürzte Schreibweise in gleicher Weise zu verstehen wie bei den Vorversuchen.

Wenngleich in manchen Einzelversuchen, die in der Tabelle auf p. 818 registriert sind, deutliche Differenzen zwischen Dunkel- und B-Keimlingen[1] erkennbar sind, finden sich doch auch Fälle, in denen ein Unterschied nicht zu beobachten ist oder sogar in gegensinniger Weise auftritt. Die zur Durchführung der Einzelversuche benützte Individuenzahl (20) war eben viel zu gering, um individuelle Schwankungen zu eliminieren; letztere können aber natürlich das Bild vollständig verändern. Dagegen ist die Individuenzahl sämtlicher Versuche dieser ersten Reihe (siehe die

---

[1] Der Kürze halber gebrauche ich folgende Ausdrücke:

A-Keimlinge = Keimlinge, vorbelichtet mit 125 M. K.
B- » = » » » 250 M. K.
C- » = » » » 500 M. K.

Versuchsreihe I.

Lichtintensität konstant **250** M. K.

Geotropische Induktionszeit **3** Minuten.

Datum. 1913	Temperatur	D. K.	Lichtkeimlinge		
			$1/2^h$	1^h	2^h
28. Juli	20° C	$\frac{4}{5}$	$\frac{2}{5}$	$\frac{3}{5}$	$\frac{2}{5}$
28. »	21°	$\frac{8}{10}$	—	$\frac{3}{10}$	—
28. »	21°	$\frac{7}{9}$	—	$\frac{3}{9}$	—
28. »	20°	$\frac{4}{5}$	$\frac{2}{5}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{4}$
29. »	21°	$\frac{8}{10}$	—	—	$\frac{4}{10}$
29. »	21°	$\frac{5}{5}$	$\frac{4}{5}$	$\frac{2}{5}$	$\frac{1}{5}$
30. »	21·5°	$\frac{7}{9}$	—	$\frac{4}{8}$	—
30. »	21·5°	$\frac{3}{5}$	$\frac{2}{5}$	$\frac{3}{5}$	$\frac{0}{5}$
31. »	21°	$\frac{3}{4}$	$\frac{2}{4}$	$\frac{3}{5}$	$\frac{3}{5}$
31. »	22°	—	$\frac{6}{10}$	—	$\frac{5}{10}$
1. August	21°	—	$\frac{6}{9}$	—	$\frac{2}{9}$
2. August	21°	—	$\frac{5}{10}$	—	$\frac{4}{10}$
		$\frac{49}{62}$	$\frac{29}{53}$	$\frac{22}{51}$	$\frac{24}{63}$
		79·0%	54·7%	43·1%	38·1%

Versuchsreihe II.

Geotropische Induktionszeit: **3** Minuten.

Datum. 1913	Temperatur	D. K.	L. K. mit **250** M.K., vorbelichtet durch			D. K.	L. K. mit **125** M.K., vorbelichtet durch		
			$1/2^h$	1^h	2^h		$1/2^h$	1^h	2^h
5. August.....	20·5° C	—	—	4/10	—	—	—	4/9	—
5. »	22°	—	—	2/4	0/5	—	—	3/5	4/4
5. »	22°	5/5	1/5	—	—	5/5	3/5	—	—
6. »	21·5	—	4/5	—	4/4	—	5/5	—	4/5
7. »	22°	—	1/4	—	1/5	—	0/3	—	1/3
7. »	22°	—	—	3/5	2/5	—	—	2/5	2/5
8. »	21°	—	—	—	5/10	—	—	—	6/10
8. »	22°	—	—	3/10	—	—	—	4/9	—
8. »	22°	3/5	—	2/4	—	3/5	—	2/5	—
8. »	22°	4/5	1/5	—	—	4/5	3/5	—	—
9. »	21°	3/5	3/5	—	—	4/5	4/5	—	—
10. »	20·5°	5/5	—	—	—	3/3	—	—	4/9
11. »	20°	—	—	—	4/8	—	—	—	2/8
11. »	21°	—	—	—	2/9	—	—	—	2/8
16. »	21°	—	—	5/10	—	—	—	6/10	—
19. »	20°	—	—	3/8	—	—	—	6/10	—
20. »	21°	—	6/9	—	—	—	7/10	—	—
20. »	22°	—	5/9	—	—	—	3/9	—	—
		20/25	21/42	22/51	18/46	19/23	25/42	27/53	25/52
	In Prozenten..	80·0	50·0	43·1	39·1	82·6	59·5	50·9	48·1

Versuchsreihe III.

Geotropische Induktionszeit: **3** Minuten.

Datum, 1913	Temperatur	D. K.	L. K. mit **500** M. K., vorbelichtet durch			D. K.	L. K. mit **125** M. K., vorbelichtet durch		
			$1/2$ h	1 h	2 h		$1/2$ h	1 h	2 h
24. August.....	20° C	—	$\frac{4}{9}$	—	—	—	$\frac{4}{9}$	—	—
25. »	22°	—	—	—	$\frac{4}{10}$	—	—	—	$\frac{5}{9}$
25. »	22°	—	$\frac{5}{10}$	—	—	—	$\frac{5}{9}$	—	—
25. »	22°	—	$\frac{5}{10}$	—	—	—	$\frac{8}{10}$	—	—
26. »	19°	—	—	$\frac{3}{10}$	—	—	—	$\frac{5}{10}$	—
29. »	22°	—	—	—	$\frac{2}{9}$	—	—	—	$\frac{4}{10}$
30. »	21°	—	$\frac{4}{9}$	—	—	—	$\frac{10}{10}$	—	—
30. »	21·5°	—	—	$\frac{2}{9}$	—	—	—	$\frac{2}{9}$	—
30. »	21·5°	—	—	—	$\frac{4}{10}$	—	—	—	$\frac{5}{10}$
1. September .	21°	—	—	$\frac{6}{10}$	—	—	—	$\frac{6}{10}$	—
2. » ..	21°	—	—	—	$\frac{1}{10}$	—	—	—	$\frac{5}{10}$
3. » ..	23°	—	$\frac{2}{8}$	—	—	—	$\frac{2}{9}$	—	—
3. » ..	23°	—	—	—	$\frac{5}{10}$	—	—	—	$\frac{2}{10}$
5. » ..	23°	—	—	$\frac{6}{10}$	—	—	—	$\frac{6}{10}$	—
5. » ..	23°	—	—	—	$\frac{2}{10}$	—	—	—	$\frac{9}{9}$
5. » ..	23°	—	—	$\frac{0}{8}$	—	—	—	$\frac{7}{10}$	—
6. » ..	23°	—	—	$\frac{3}{10}$	—	—	—	$\frac{5}{10}$	—
			$\frac{20}{46}$	$\frac{20}{57}$	$\frac{18}{59}$		$\frac{29}{47}$	$\frac{31}{59}$	$\frac{30}{58}$
In Prozenten..			43·5	35·1	30·5		61·7	52·5	51·7

Versuchsreihe IV.

Geotropische Induktionszeit: 6 Minuten.

Datum, 1913	Temperatur	D. K.	L. K. mit **250** M. K., vorbelichtet durch			L. K. mit **125** M. K., vorbelichtet durch		
			1/2h	1h	2h	1/2h	1h	2h
14. Juni	19·5° C	5/5	aus den Vorversuchen entnommen!					
14. »	19·5°	4/4						
2. August	21°	6/8	6/10	—	—	—	—	—
2. »	21°	9/10	—	6/10	—	—	—	—
12. »	22°	18/20	—	—	—	—	—	—
12. »	22°	—	6/10	—	—	9/9	—	—
12. »	22°	—	—	6/10	—	—	7/10	—
12. »	22°	—	—	—	3/10	—	—	5/10
16. »	19°	—	—	—	6/10	—	—	6/9
16. »	19°	—	—	4/10	—	—	5/10	—
17. »	20°	—	8/10	—	—	7/9	—	—
18. »	20°	—	—	—	8/9	—	—	8/9
19. »	20°	—	5/8	—	—	7/10	—	—
19. »	21°	—	—	7/10	—	—	8/10	—
19. »	22°	—	8/10	—	—	8/10	—	—
		42/47	33/48	23/40	17/29	31/38	20/30	19/28
In Prozenten..		89·3	68·7	57·5	58·6	81·5	66·6	67·8

Tabelle) hinreichend groß, um brauchbare Mittelwerte zu erhalten. Demnach ergeben von

62 D. K.		79·0%	geotr. Krümmungen
53 B. K. nach $^1/_2{}^h$ Vorbelichtung		54·7%	» »
51 B. K. »	1^h »	43·1%	» »
63 » »	2^h »	38·1%	» »

Es ergibt sich daraus deutlich eine Verminderung der Krümmungsprozente infolge der Vorbelichtung und ein Absinken der Prozentzahlen mit zunehmender Dauer der Vorbelichtung.

In der gleichen Weise wurden die Versuche der II. Reihe (Tabelle p. 822) durchgeführt, nur mit der Erweiterung, daß auch Keimlinge gleichzeitig auf einem zweiten Klinostaten rotierten, der in einer Entfernung aufgestellt war, wo die halbe Intensität (125 M. K.) zur Geltung kam. Die Versuchsreihe gestattet somit eine Ermittlung der Werte für zwei verschiedene Belichtungsintensitäten gleichzeitig, also genau unter denselben Versuchsbedingungen, und überdies eine Kontrolle der Versuche der I. Reihe.

Vergleicht man die für die B-Keimlinge gefundenen Werte der ersten und zweiten Serie, so zeigt sich eine befriedigende Übereinstimmung.

Belichtungsintensität **250** M. K., geotropische Induktionszeit **3** Minuten.

	I. Serie. Temperaturmittel 21°	II. Serie. Temperaturmittel 21·3°	Differenzen
D. K.	79 %	80 %	1·0%
B. K. bei $^1/_2{}^h$ vorbelichtet	54·7%	50 %	4·7%
» » 1^h »	43·1%	43·1%	0·0%
» » 2^h »	38·1%	39·1%	1·0%

Ebenso geringe Differenzen ergeben sich bei einer Vergleichung der entsprechenden Prozentwerte von den A-Keimlingen der II. und III. Versuchsreihe.

Belichtungsintensität 125 M. K., geotropische Induktionszeit 3 Minuten.

	II. Serie. Temperaturmittel 21·3°	III. Serie. Temperaturmittel 21·8°	Differenzen
A. K. bei $^1/_2{}^h$ vorbelichtet	59·5%	61·7%	2·2%
» » 1^h »	50·9%	52·5%	1·6%
» » 2^h »	48·1%	51·7%	3·6%

Auf eine zweite Serie von C-Keimlingen verzichtete ich aus dem einfachen Grund, da die beiden vorhergehenden doppelt ausgeführten Gruppen von A- und B-Keimlingen eine genügende Übereinstimmung aufweisen und die gefundenen Werte der C-Keimlinge, wie das spätere Kurvenbild zeigen wird, gut zum Gesamtbild der Kurven passen. Ihre Werte sind folgende:

C-Keimlinge: $^1/_2{}^h$ 43·5%, 1^h 35·1% 2^h 30·5%.

Bei der Belichtung mit 500 M. K. in der einen Gruppe der III. Versuchsreihe war es notwendig, zur Ausschaltung der Wärmestrahlen, die infolge der Nähe der Lichtquelle deutlich wahrnehmbar wurden, zwischen Lampe und rotierenden Keimlingen eine Küvette anzubringen, durch die während der ganzen Belichtungszeit frisches Leitungswasser strömte. Die Absorption von Licht durch das Glas und Wasser wurde natürlich bei der Einstellung auf 500 M. K. berücksichtigt.

Die in der Tabelle auf p. 821 zusammengestellte IV. Versuchsreihe wurde ebenfalls mit 2 Intensitäten ausgeführt, und zwar mit 125 und 250 M. K., also mit A- und B-Keimlingen. Der Unterschied zwischen dieser und den drei ersten Versuchsreihen besteht nur darin, daß hier eine geotropische Induktionszeit von 6 Minuten verwendet wurde, was die voraussichtliche Folge hatte, daß auch die Prozentwerte entsprechend höher sind. Im übrigen zeigen sie aber ebenso einen ähnlichen Abfall mit der Zunahme von Belichtungsdauer und -intensität.

Aus der Tatsache, daß die Anzahl der geotropisch reagierenden Keimlinge eine ganz gesetzmäßige Abhängigkeit von der Vorbelichtung zeigt, können wir auf eine Veränderung des Geotonus durch das Licht schließen. Dagegen könnte der Einwand gemacht werden, daß diese Abnahme der Krümmungsprozente auch ihre Erklärung finden könne in der durch die Vorbelichtung herabgesetzten Wachstumsintensität.

Daß eine Wachstumshemmung infolge der Vorbelichtung auftreten muß, kann keinem Zweifel unterliegen; die Frage ist nur, ob die Abnahme des Krümmungsprozents auf Rechnung der Wachstumshemmung gestellt werden kann. Wäre dies der Fall, so müßten innerhalb der Versuchsdauer mit zunehmender Stärke und Dauer der Vorbelichtung die absoluten Werte der Wachstumsintensität in gesetzmäßiger Weise abnehmen und es müßte ferner der Zuwächse derjenigen Keimlinge, die eine geotropische Nachwirkung zeigen, größer sein als die der nicht reagierenden Individuen.

Zur Beantwortung dieser Frage unterzog ich mich der mühsamen Aufgabe, die absolute Länge und den absoluten Zuwachs jedes einzelnen Keimlings zu messen. Das Resultat war, daß in der großen Mehrzahl der Einzelversuche, wo die 5 Keimlinge eines Batterieglases gewiß gleichen Bedingungen ausgesetzt waren, sich immer einige Keimlinge darunter fanden, die trotz stärkeren Wachstums den andern gegenüber keine geotropische Nachwirkung zeigten. Gar nicht selten war es der Fall, daß bei den einzelnen Gläsern sogar der Mittelwert des Zuwachses der nicht gekrümmten Keimlinge größer war als der der gekrümmten.

Um über die langen Zahlenreihen, in denen von rund 1000 Keimlingen absolute Länge und absoluter Zuwachs und überdies noch der Zuwachs in Prozenten der absoluten Länge eingetragen sind, eine Übersicht zu gewinnen, sollen in nachstehender Tabelle nur die aus den einzelnen Versuchsgruppen berechneten Mittelwerte mitgeteilt werden. Die Tabelle bedarf keiner weiteren Erläuterungen; nur muß bemerkt werden, daß die angeführten Werte den Abmessungen der fünffach vergrößerten Photogramme entsprechen.

Mittelwerte der Einzelmessungen

aus den ersten 3 Versuchen.

Nummer der Versuchsreihe	Bezeichnung der Keimlinge	Dauer der Vorbelichtung	Geotropisch gekrümmte Keimlinge			Geotropisch **nicht** gekrümmte Keimlinge			Alle Keimlinge		
			absolute Länge [1]	absoluter Zuwachs	Zuwachs in % der abs. Länge	absolute Länge	absoluter Zuwachs	Zuwachs in % der abs. Länge	absolute Länge	absoluter Zuwachs	Zuwachs in % der abs. Länge
I	D. K.	0	102	9·5	9·3	110	7·9	7·1	104	8·6	8·3
II	»	0	77	4·7	6·1	87	4·8*	5·5	79	4·7	5·9
II	A. K.	$^1/_2{}^h$	76	6·4	8·4	84	6·6*	7·9	79	6·5	8·2
III	»	»	82	4·3	5·2	83	4·5*	5·4+	82	4·4	5·4
II	»	1^h	90	5·5	6·1	85	5·3	6·3+	87	5·5	6·3
III	»	»	87	6·1	7·0	86	6·0	7·0	87	6·1	7·0
II	»	2^h	89	5·9	6·7	97	6·5*	6·7	93	6·2	6·7
III	»	»	89	7·8	8·7	103	7·9*	7·7	96	7·9	8·2
I	B. K.	$^1/_2{}^h$	104	8·2	7·9	86	7·4	8·6+	96	7·8	8·1
II	»	»	85	6·3	7·4	78	6·0	7·7+	82	6·2	7·5
I	»	1^h	99	9·1	9·2	103	7·9	7·7	106	8·4	7·9
II	»	»	83	5·8	6·9	91	5·6	6·1	87	5·7	6·5
I	»	2^h	124	8·7	7·0	107	7·9	7·5+	106	8·2	7·7
II	»	»	91	6·4	7·0	91	6·8*	7·4+	91	6·6	7·3
III	C. K.	$^1/_2{}^h$	87	4·5	5·2	81	4·2	5·2	84	4·3	5·1
III	»	1^h	87	6·6	7·6	91	5·9	6·5	89	6·2	6·9
III	»	2^h	87	7·0	8·0	96	7·1*	7·4	90	7·0	7·7

[1] Absolute Länge und absoluter Zuwachs sind in Millimetern angegeben.

Ergebnis der Tabelle.

1. Überblicken wir zunächst die Werte der III. Kolonne, so ergibt sich ohne weiteres, daß weder in Bezug auf absoluten noch auf prozentigen Zuwachs eine gesetzmäßige Abhängigkeit von Belichtungsstärke und -dauer vorhanden ist. Teils weisen die belichteten, teils die Dunkelkeimlinge ein stärkeres Wachstum auf, bisweilen ist sogar bei längerer Vorbelichtung das Wachstum stärker als bei kürzerer Belichtung mit der gleichen Intensität. Daraus erhellt, daß die individuellen Differenzen in der Wachstumsintensität größer sind als der während der Versuchsdauer zutage tretende hemmende Einfluß der Vorbelichtung. Die Wachstumsdifferenzen sind übrigens, wie besonders hervorgehoben sein soll, tatsächlich unbedeutend, jedenfalls geringer, als es zunächst den Anschein haben könnte, da die wirklichen Werte nur ein Fünftel der in den Tabellen verzeichneten Größen betragen. Die maximale Differenz $\left(\frac{8 \cdot 6 - 4 \cdot 3}{5} = 0 \cdot 8\right)$ beträgt faktisch nur 0·8 *mm* während der ganzen Versuchsdauer.

2. Vergleichen wir nunmehr das Wachstum der geotropisch gekrümmten Keimlinge mit dem Verhalten der nicht gekrümmten Individuen, so erhalten wir ähnliche Schwankungen. Im großen und ganzen zeigen letztere allerdings einen geringeren Zuwachs. In einer großen Anzahl von Fällen jedoch (mit * und + bezeichnet) sind die nicht gekrümmten Keimlinge im Wachstum voraus.

3. Unsere Versuche bestätigen ferner die Beobachtungen von Blaauw[1] und Rutgers[2], daß geringe Differenzen in der absoluten Länge der Keimlinge keinen Einfluß auf die Präsentationszeit besitzen. Rutgers' Keimlinge schwanken dabei zwischen 10 und 35 *mm*, während ich nur Keimlinge zwischen 10 und 30 *mm* verwendete.

Da die Mittelwerte aus der vierten Versuchsreihe ein gleiches Verhalten erkennen lassen, so kann ich auf ihre

---

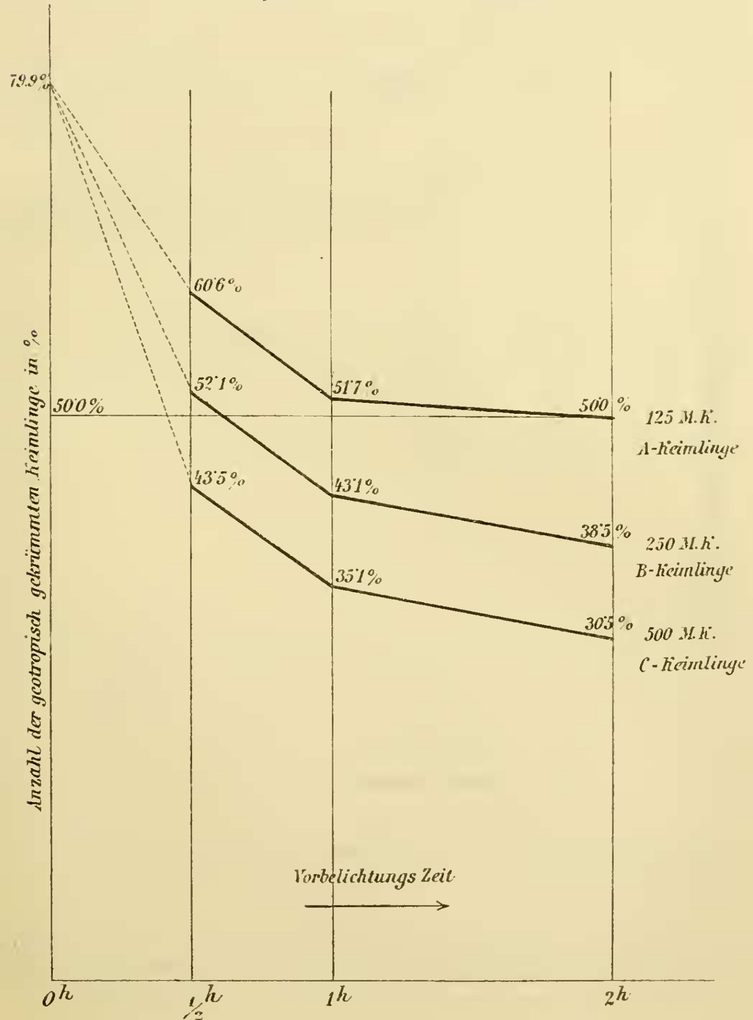
[1] A. H. Blaauw, Die Perzeption des Lichtes. Recueil des Trav. Botan. Néerlandais, Vol. V (1909), p. 12.

[2] A. A. L. Rutgers, a. a. O., p. 59.

Wiedergabe verzichten. Es ergibt sich somit aus unseren Versuchen neuerdings, daß ein Parallelismus zwischen Zuwachs und Krümmungsfähigkeit nicht vorhanden ist. Die Verschiebung der Präsentationszeit infolge der Vorbelichtung ist somit jedenfalls nicht der Ausdruck der unter diesen Umständen verminderten Reaktionsfähigkeit.

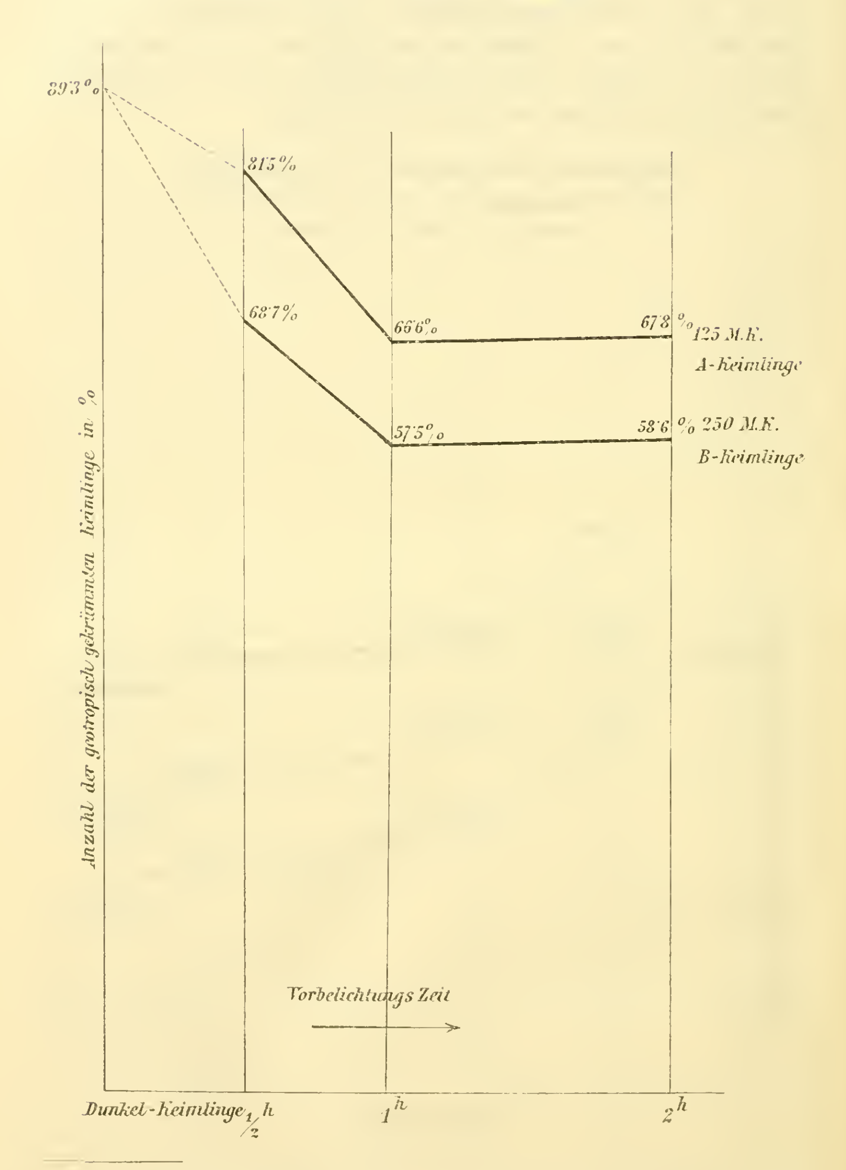
Graphische Darstellung der Ergebnisse.

Graphische Darstellung der I., II. und III. Versuchsreihe.
Geotropische Induktion: 3 Minuten.



Graphische Darstellung der IV. Versuchsreihe.[1]

Geotropische Induktion: 6 Minuten.



[1] Der unregelmäßigere Verlauf dieser Kurven im Vergleiche zu den vorhergehenden ist darauf zurückzuführen, daß die Prozentzahlen der einzelnen Punkte Mittelwerte einer kleineren Anzahl von Keimlingen sind.

Das zahlenmäßige Ergebnis der einzelnen Versuchsreihen gewinnt durch eine graphische Darstellung bedeutend an Übersicht. Trägt man als Abszissen in einem rechtwinkligen Koordinatensystem die Zeit der Vorbelichtung, als Ordinaten die Prozentzahlen der gekrümmten Keimlinge ein, so erhält man eine Kurve, die in ihrem Verlaufe zuerst steil abfällt, später aber einer Horizontalen sich nähert. Die einzelnen Kurvenpunkte sind bis auf die Punkte von der Kurve mit 500 M. K. Vorbelichtung durchgehends Mittelwerte aus zwei zeitlich getrennt durchgeführten Serien, deren Übereinstimmung aus den Versuchsreihen zu ersehen ist. Der Wert 79·9 % von den Dunkelkeimlingen ist sogar aus 4 getrennt durchgeführten Versuchsreihen bestimmt, und zwar:

aus den Vorversuchen .... $\frac{19}{24} = 0 \cdot 7916 = 79 \cdot 2\,\%$

I. Versuchsreihe .... $\frac{49}{62} = 0 \cdot 7903 = 79 \cdot 0\,\%$

II. Versuchsreihe .... $\begin{cases} \frac{20}{25} = 0 \cdot 8000 = 80 \cdot 0\,\% \\ \frac{19}{23} = 0 \cdot 8261 = 82 \cdot 6\,\% \end{cases}$

Durchschnitt.. $\frac{107}{134} = 0 \cdot 7985 = 79 \cdot 9\,\%$

Diskussion der Kurven.

1.

Ein Blick auf die Kurven läßt zunächst unmittelbar erkennen, daß die Prozentzahlen der Keimlinge, welche bei gleicher Induktionsdauer eine geotropische Nachwirkung zeigen, mit der Belichtungsdauer und mit der verwendeten Lichtstärke abnehmen. Eine Beeinflussung des geotropischen Reizvorganges durch die Belichtung ist somit zweifellos erwiesen. Nun erhebt sich die Frage, ob aus der Zahl der gekrümmten Keimlinge ein weiterer Schluß auf das Wesen der Beeinflussung gezogen werden kann. Als geotropische Präsentationszeit können wir mit Bach[1] jene Induktionszeit verstehen, welche genügt,

[1] H. Bach, a. a. O., p. 62.

daß die Mehrzahl (also mehr als 50%) der Versuchspflanzen nach einer gewissen Zeit eine Nachwirkung erkennen läßt.

Die gefundene Zahl gibt somit nicht unmittelbar an, wieviele Keimlinge eine Präsentationszeit von bestimmter Größe besitzen, sondern genau genommen nur, daß mehr als 50% eine Präsentationszeit aufweisen, die geringer ist, als die ermittelte Zahl besagt. Die auf diesem Wege für genau die Hälfte der Versuchspflanzen ermittelte Präsentationszeit ist somit als ein mittlerer Wert aufzufassen, weshalb wir sie in der Folge als mittlere Präsentationszeit bezeichnen wollen.

Wir beobachten nun, daß unter dem Einflusse der Vorbelichtung die Zahl der Keimlinge, welche bei einer geotropischen Induktionszeit von 3 Minuten eine Nachwirkung erkennen lassen, unter 50% sinkt, d. h. es hat sich die mittlere Präsentationszeit gegenüber den Dunkelkeimlingen verschoben! Die Kurve der abnehmenden Prozente der gekrümmten Keimlinge ist somit mittelbar der Ausdruck für eine Verschiebung der Präsentationszeit, oder mit anderen Worten: die Zunahme der geotropischen Präsentationszeit äußert sich in einer Abnahme des Prozentsatzes gekrümmter Keimlinge. Somit läßt sich aus den Kurven mittelbar das prinzipiell wichtige Ergebnis deduzieren, daß mit zunehmender Belichtungsdauer, beziehungsweise Belichtungsstärke die mittlere geotropische Präsentationszeit abnimmt.

2.

Verfolgen wir nun den Verlauf der Kurven unter Berücksichtigung der Belichtungszeit. Nach zirka $1^1/_2$ bis 2 Stunden ist die Horizontale fast erreicht; eine über diese Zeit hinausgehende Vorbelichtung hat somit auf die Tonusveränderung keinen merklichen Einfluß mehr. Praktisch ist somit die durch das Licht modifizierte Präsentationszeit [1] in zirka 2 Stunden erreicht!

Es scheint zunächst ein wesentlicher Unterschied vorzuliegen zwischen der Änderung des Phototonus und des

[1] Vergleiche bezüglich der Terminologie H. Fitting, Referat über P. Fröschel, Untersuchung über die heliotropische Präsentationszeit, II. Zeitschrift für Botanik (1910), pag. 193.

Geotonus durch das Licht. Pringsheim fand die Reaktionszeit akkomodierter Pflanzen am kürzesten. In unserem Falle ist jedoch eine Differenz nicht nachgewiesen. Wenn sie vorhanden wäre, so könnte sie nur ganz unbeträchtlich sein. Die verlängerte Präsentationszeit ließe höchstens umgekehrt eine geringfügige Verlängerung der Reaktionszeit erwarten.

Dieser auffällige Unterschied findet aber eine einfache Erklärung. Die Verlängerung der Reaktionszeit niedrig gestimmter Keimlinge auf phototropische Reize beruht eben darauf, daß zunächst die Stimmung das der Intensität entsprechende Niveau erreicht haben muß, ehe die Reaktion eintritt. Es ist also ein Indifferenzzustand während der vor sich gehenden Akkommodation zu überwinden. In unserem Falle ist aber der Eintritt der geotropischen Reaktion natürlich nicht an eine Akkommodation an das Licht gebunden; es liegt daher auch keine Ursache zu einer Verlängerung der geotropischen Reaktionszeit »nicht an das Licht akkommodierter Pflanzen« vor. Der Unterschied findet eben darin seine Begründung, daß es sich in unserem Falle um die gegenseitige Beeinflussung zweier qualitativ verschiedener Reize handelt, von denen der eine (Licht) den Erregungszustand für den anderen herabsetzt, also katatonisch wirkt, während dort durch die Vorbelichtung erst der erforderliche Tonus geschaffen wird.

3.

Die Beziehungen zwischen Intensität der Vorbelichtung und geotonischem Effekt lassen sich natürlich dann am deutlichsten erkennen, wenn wir die Kurvenpunkte, welche den gleichen Effekten entsprechen, zu einen Vergleich heranziehen. Wir ermitteln zu diesem Behufe die Punkte jeder Kurve, welche einer Reaktion von genau 50% der Keimlinge entsprechen, also die Punkte der einzelnen Kurven, für welche die mittlere Präsentationszeit genau 3 Minuten beträgt. Die gesuchten Werte stellen die Schnittpunkte der 50%-Abszisse mit den einzelnen Kurven dar.

Die Präsentationszeit ist erreicht (Kurve auf p. 827):

für die A-Keimlinge nach einer Vorbelichtungsdauer von 120 Minuten,

für die B-Keimlinge nach einer Vorbelichtungsdauer von zirka 40 Minuten,

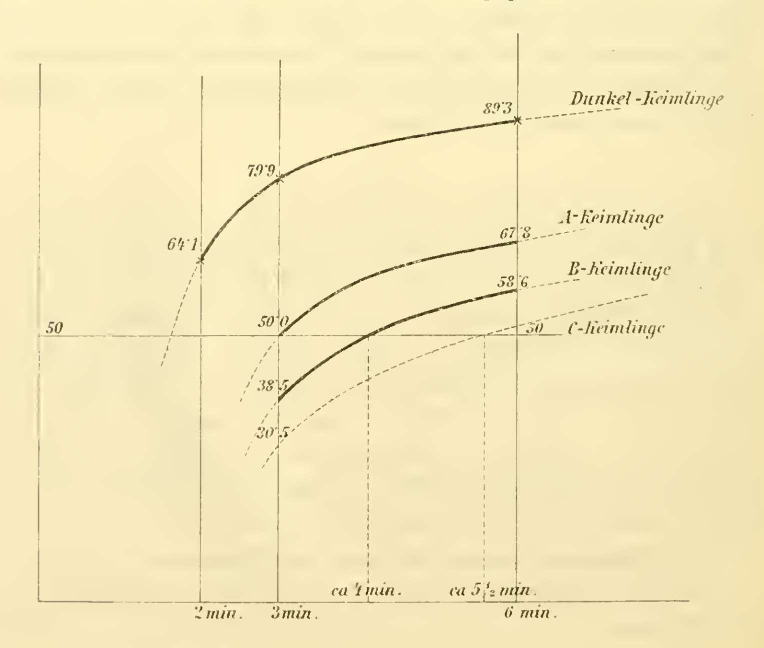
für die C-Keimlinge nach einer Vorbelichtungsdauer von zirka 20 Minuten.

Während somit die Lichtintensitäten sich wie 1:2:4 verhalten, ergibt sich für die erforderliche Vorbelichtung ein Verhältnis von annähernd 6:2:1. Soweit sich also aus den wenigen Daten entnehmen läßt, scheint die zur Erzielung desselben Effektes erforderliche Belichtungsdauer von einem bestimmten Punkt an viel schneller anzusteigen, als die Belichtungsintensität sinkt.

4.

Schon aus dem Vorhergehenden ist zu entnehmen, daß jeder Lichtintensität eine modifizierte geotropische Präsentationszeit entspricht. Zur Ermittlung dieser jeweilig mittleren Präsentationszeiten empfiehlt sich eine andere Konstruktion der Kurve.

Wir tragen auf der Abszisse die verwendeten Induktionszeiten, auf der Ordinate die Krümmungsprozente auf.



Um die mittlere Präsentationszeit zu erhalten, ziehen wir wieder wie oben die 50⁰/₀-Abszisse. Die Kurve der Dunkelkeimlinge wird erst in ihrer Verlängerung geschnitten. Für diese liegt die Präsentationszeit jedenfalls unter 2 Minuten. Die Kurve, welche den C-Keimlingen entspricht, läßt sich mangels erforderlicher Daten nicht konstruieren, doch werden wir nicht fehlgehen, wenn wir ihr einen gleichen Verlauf zuschreiben wie den Kurvenstücken für die A- und B-Keimlinge. Wir erhalten sodann als modifizierte mittlere Präsentationszeiten:

$i = 0$	Präsentationszeit	unter	2	Minuten
$i = 125$	»	»	3	»
$i = 250$	»	zirka	4	»
$i = 500$	»	»	5—6	»

Wenn auch die Zahlen keinen Anspruch auf absolute Genauigkeit erheben, so führen sie doch zu einem Ergebnisse, das zunächst völlig unerwartet schien. Der tonische Effekt hat sich für viel bedeutender erwiesen, als es ursprünglich den Anschein hatte. Schon eine Vorbelichtung mit 250 M. K. vermag die mittlere geotropische Präsentationszeit im Vergleich zu den Dunkelkeimlingen auf mehr als den doppelten, eine solche mit 500 M. K. — annähernd wenigstens — auf den dreifachen Wert zu erhöhen. Dem hellen Tageslicht ausgesetzte Keimlinge lassen somit eine tiefgreifende Beeinflussung ihres Geotonus erwarten, welche sich in einer bedeutenden Verlängerung ihrer mittleren Präsentationszeit kundgeben muß.

5.

Je länger wir die geotropische Induktionszeit wählen, desto geringer wird sich der Unterschied zwischen den Licht- und Dunkelkeimlingen bemerkbar machen. Die Präsentationszeit läßt sich unter Berücksichtigung der individuellen Verschiedenheiten der zum Versuche verwendeten Keimlinge in Form einer Variationskurve oder, was für diese Verhältnisse geeigneter ist, in Form einer Galton'schen Ogive darstellen. Die Vorbelichtung hat nun, wie aus obigen Dar-

legungen erhellt, eine Verschiebung der Kurve zur Folge. Wir können die Kurvenstücke in der obigen graphischen Darstellung als Teile derartiger Ogiven betrachten. Daraus ergibt sich unmittelbar, daß die beiden Kurven sich von einem bestimmten Punkte aneinander nähern und an einer bestimmten Stelle zusammentreffen müssen.

Wird also die geotropische Induktionszeit so lange gewählt, daß für sämtliche Keimlinge die Präsentationszeit bis zu einem gewissen Grade überschritten ist, so kann die Vorbelichtung keinen Einfluß mehr äußern. Bei der geotropischen Dauerreizung über die Präsentationszeit hinaus wird somit die Vorbelichtung keinen Effekt mehr ausüben.[1] Unsere Untersuchungen haben auch tatsächlich ergeben, daß mit zunehmender Induktionszeit die Differenzen zwischen Dunkel- und Lichtkeimlingen immer mehr verschwinden. (Siehe Tabelle III der Vorversuche.)

Zusammenfassung.

Aufgabe der vorliegenden Arbeit war es, zu untersuchen, ob und inwieweit der Geotonus orthotroper Keimlinge durch eine allseits gleiche Vorbelichtung beeinflußt werden kann. Die Versuche wurden ausschließlich mit *Avena*-Keimlingen durchgeführt.

1. Allseits gleiche Vorbelichtung zeigt einen deutlichen Einfluß auf die Geoperzeption; die Prozentzahl der Keimlinge, welche auf eine geotropische Induktion von bestimmter Dauer hin eine Nachwirkung erkennen lassen (Krümmungsprozent), nimmt mit Zunahme der Intensität und der Dauer der Vorbelichtung ab.

2. Die Abnahme des Krümmungsprozentes beruht nicht auf einer Wachstumshemmung infolge der Vorbelichtung; sie ist vielmehr ein Ausdruck für die Verlängerung der hierdurch bedingten geotropischen Präsentationszeit (modifizierte geotropische Präsentationszeit). Damit ist die Möglichkeit

[1] Selbstverständlich ist es möglich, daß sich bei andauernder Reizung ein anderweitiger Einfluß bemerkbar macht, der in unseren Versuchen nicht zum Ausdruck gekommen ist.

einer Beeinflussung des Geotonus durch das Licht erwiesen.

3. Die Kurve des Geotonus sinkt mit zunehmender Belichtungszeit und -dauer erst schnell, dann allmählich langsamer. Der für die jeweilig benützte Lichtintensität höchste und zugleich konstante Geotonus wird erst nach ungefähr 1 $^1/_2$ bis 2 Stunden erreicht. Nach dieser Zeit ist eine Zunahme des Geotonus bei den von mir geprüften Intensitäten praktisch unmerklich.

4. Nennen wir die Induktionszeit, bei welcher eben 50 $^0/_0$ der Versuchspflanzen eine geotropische Nachwirkung zeigen, mittlere Präsentationszeit, so ergibt sich, daß eine Vorbelichtung von nur 250 M. K. die mittlere geotropische Präsentationszeit auf mehr als das Doppelte des für Dunkelkeimlinge geltenden Wertes erhöht ($<$ 2 Minuten auf 4 Minuten). Verhalten sich die Lichtintensitäten bei der Vorbelichtung wie 1 : 2 : 4, so ist das zur Erreichung der mittleren Präsentationszeit nötige Verhältnis der Belichtungsdauer annähernd gleich 6 : 2 : 1. Die Beeinflussung des Geotonus orthotroper Keimlinge durch das Licht kann somit als sehr beträchtlich bezeichnet werden.